DETERMINANTES ECOLÓGICOS DE LA COMPETENCIA SEXUAL EN BELOSTOMATINAE. CONSIDERACIONES SOBRE UNA POBLACIÓN DE *BELOSTOMA OXYURUM* (DUFOUR) (HEMIPTERA, BELOSTOMATIDAE) *

Juan A. SCHNACK [1], Eduardo A. DOMIZI [2]
Ana L. ESTÉVEZ [1] y Gustavo R. SPINELLI [3]

SUMMARY: Ecological determinants of sexual competition in Belostomatinae. Considerations on a *Belostoma oxyurum* population (Hemiptera, Belostomatidae).

Male's Belostomatinae parental solicitude of incubating eggs as well as general tendencies and temporal changes in the sex ratio, are here referred to a *Belostoma oxyurum* population, in order to study their effects on female's competition. Dorsal incubation space, which acts as a substrate, and obviously as a resourse, is asumed to be a limited requisite for gravid females during the reproductive seasons, according to its relative and absolute shortage.

Some conclusive evidences are given from an annual sampling programme developed in "Laguna Los Talas" (Province of Buenos Aires, Argentine) from January 6 to December 27, 1978. Furthermore, preliminary observations carried on under experimental conditions allowed us to support our field experience, in order to prove the existence of intrasexual and intersexual selection as a mean to promote the temporary sexual unbalance observed in nature.

INTRODUCCIÓN

Entre los insectos, la subfamilia Belostomatinae (Hemiptera, Belostomatidae) exhibe un rasgo que la peculiariza: el papel de los machos en la incubación sobre su dorso, de los óvulos por ellos fertilizados (fig. 1). Esta actitud encuadra en lo que muchos autores han acordado en denominar comportamiento altruista, el que está promovido por la selección natural, cuando resulta en un beneficio de aquellos individuos cercanamente emparentados a ex-

* Contribución Científica N° 147 del Instituto de Limnología (ILPLA).

1 Carrera del Investigador del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).
2 Carrera del Técnico (CONICET).
3 Becario (CONICET).

ECOSUR	Argentina	ISSN 0325-108X	v. 7	n. 13	pág. 1-13	marzo 1980

pensas del "altruista" (Dobzhansky, Ayala, Stebbins y Valentine, 1977). Una forma de selección natural que excede a la consideración del nivel individual y se refiere a un grupo de individuos genéticamente relacionados, es conocida como "selección de parentela" (kin selection) y el cuidado parental es uno de los ejemplos más típicos. El caso que nos ocupa (y otros similares) implicaría más bien y como sugiriera Pianka (1974), un "pseudo-altruismo", pues con el cuidado parental, el individuo incubante contribuye, al incrementar el porcentaje de natalidad real, a la perpetuación de su propio genotipo.

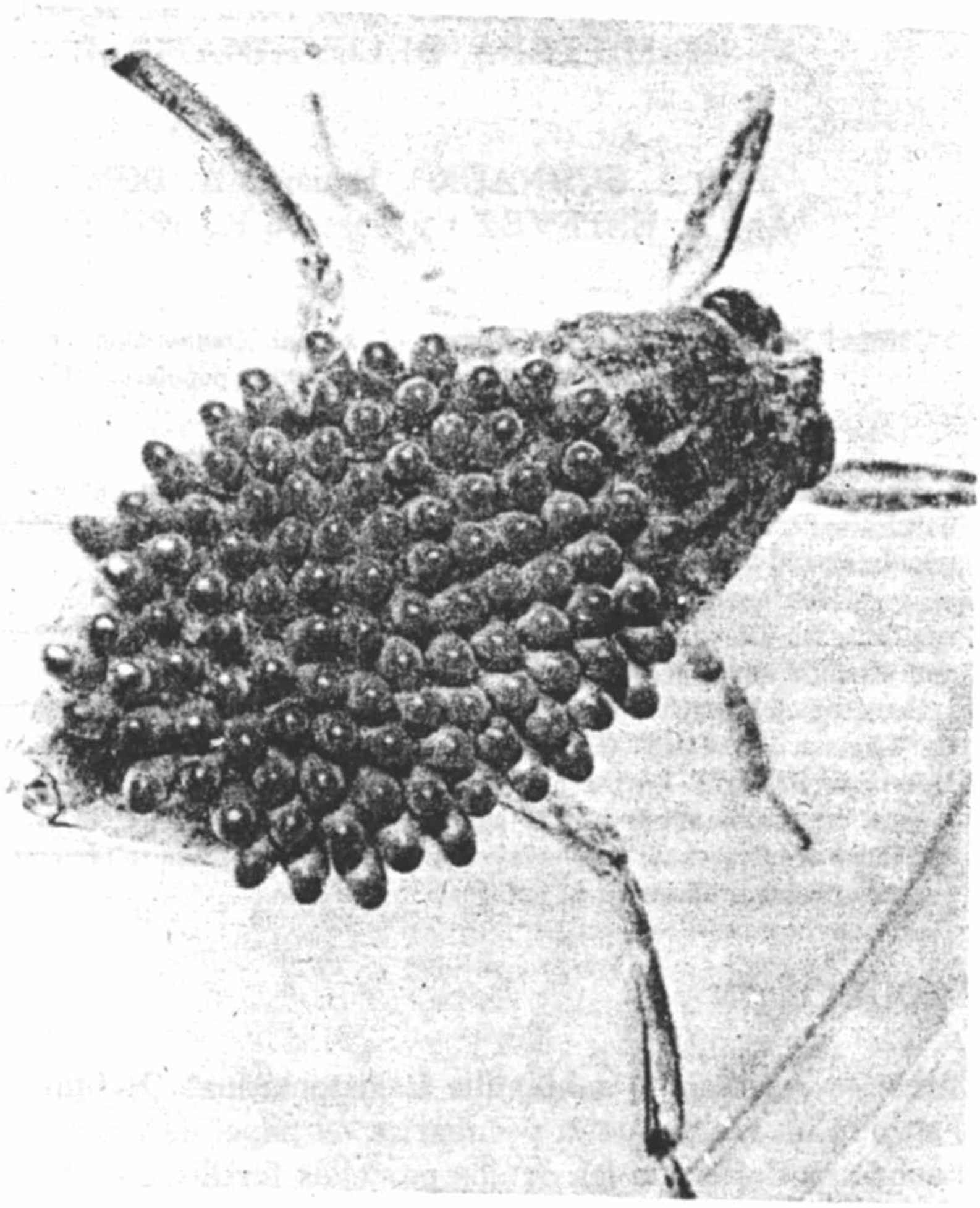

Fig. 1. Ejemplar macho de *Belostoma oxyurum* con desove sobre superficie dorsal.

El "complejo de comportamientos" que incluyen las actividades sexuales de apareamiento y oviposición en belostomatinos (Smith, 1974), sugiere un menor despilfarro de la energía utilizada en los procesos reproductivos, en beneficio de la descendencia y con la consecuente ventaja a nivel poblacional. Sin embargo, algunas evidencias obtenidas a partir de estudios preliminares, especialmente experimentales, realizados sobre especímenes reproductivos de

Abedus herberti Hidalgo, colectados en Arizona Central, U.S.A. (Smith, 1979), indicarían que un cuidado parental con las características descriptas, puede resultar limitante desde el punto de vista sexual, bajo determinadas circunstancias. Más precisamente, el espacio dorsal de los machos, potencialmente incubantes, puede considerarse en algunas etapas del ciclo poblacional, como un recurso, cuya limitación estaría directamente relacionada con la intensidad de la competencia entre las hembras, que por su estado gonadal se encuentran en condiciones de aparearse.

Uno de los objetivos de este trabajo es el de aportar algunas evidencias conclusivas, en este caso referidas a *Belostoma oxyurum* (Dufour), acerca del grado en que la superficie dorsal de los machos constituye un recurso limitado y establecer asimismo una relación, entre la escasez (absoluta y relativa) de este componente del medio y la competencia intrasexual de las hembras. Se analizan además, las variaciones temporales y tendencias predominantes en la proporción de los sexos y su probable relación con mecanismos selectivos sexuales (intra e intersexuales), como así también su incidencia en la regulación poblacional.

El ambiente estudiado es la laguna Los Talas (Partido de Berisso, Provincia de Buenos Aires), limnótopo cuya localización y rasgos más importantes fueran descriptos con suficiente detalle en otro trabajo relativo al taxón del epígrafe (Domizi, Estévez, Schnack y Spinelli, 1978).

MATERIAL Y MÉTODOS

Colectas semanales de especímenes adultos de *B. oxyurum*, en las que ambos sexos fueran capturados al azar, se realizaron durante un ciclo anual, desde el 6 de enero hasta el 27 de diciembre de 1978, en sectores marginales y vegetados de la laguna Los Talas. A tal fin se utilizó en cada ocasión un colador de malla fina, de 18 cm de diámetro, en el que los ejemplares eran identificados, separados y luego colocados en bolsas de polietileno, conteniendo agua del mismo ambiente y soportes adecuados para el traslado del material vivo al laboratorio.

El material obtenido en la forma descripta era sexado, procediéndose seguidamente a la disección de las hembras, bajo lupa binocular, para el recuento de los óvulos maduros contenidos en sus gónadas, calculándose el número medio de éstos por individuo y el porcentaje de hembras grávidas. En cuanto a los machos, se efectuó la remoción de las posturas en los individuos incubantes y el recuento de huevos en las mismas, también bajo lupa binocular, calculándose el número medio de huevos por individuo y el porcentaje de machos con posturas.

Para el análisis de la relación entre los sexos se realizaron cálculos de *ji* al cuadrado (X^2) en cada una de las 52 ocasiones de captura, para estimar en qué nivel de probabilidad las desviaciones observadas, con respecto a una hipótesis de nulidad de una relación de sexos 1:1 eran significativas o debidas al azar

del muestreo. La suma de todos los valores de X^2 permitió asimismo aplicar el test de heterogeneidad para los datos tabulados, mediante el cálculo de la diferencia entre dicha sumatoria (totales para 52 grados de libertad) y el valor correspondiente a los datos acumulados (1 grado de libertad), empleándose para tal fin el diseño tabular de Sokal y Rohlf (1969) (tabla I).

Con el objeto de interpretar algunos rasgos de la competencia sexual entre las hembras de la población natural, fue necesario establecer un patrón para cuantificar la limitación del recurso (superficie dorsal de los machos), en sentido absoluto. Para ello se obtuvo un valor, promediando una serie de datos individuales, correspondiendo cada uno de ellos al número máximo de huevos por macho incubante, registrado en cada fecha. Este valor, que resultó ser igual a 83,3, era multiplicado en cada ocasión por el número total de machos colectados, representando este producto al número máximo de huevos, que las hembras colectadas en la misma fecha deberían poner, para agotar totalmente el recurso. Sustrayendo a este último producto, la sumatoria del número real de huevos registrados en todos los machos, por fecha, era estimado el recurso realmente disponible, expresado en número de huevos. Confrontando esta cifra con la sumatoria del número de óvulos maduros de todas las hembras, en una misma fecha, se determina si el recurso es o no suficiente en términos absolutos (tabla II).

El registro porcentual de hembras grávidas y machos incubantes es utilizado para estimar la limitación del recurso en consideración, en relación con su escasez relativa.

A fin de complementar las observaciones de campo, se realizaron algunas estimaciones y registros, en condiciones experimentales. La captura de 78 ejemplares del quinto estadio ninfal, el 27 de diciembre de 1979 y su traslado inmediato al laboratorio, permitió establecer la proporción de sexos, una vez que todos los individuos emergieron hacia el estado adulto (la identificación de los sexos sólo es posible, de acuerdo al conocimiento actual, en el estado adulto). Los adultos así obtenidos, en número equivalente a las ninfas que los precedieron (100% de emergencia), fueron separados en dos lotes, que fueron estudiados paralelamente. Uno de ellos consistió de 19 parejas (38 individuos), el restante de 40 individuos aislados, que incluyeron en total 20 machos y 20 hembras. Cada pareja de adultos fue acondicionada en recipientes de plástico, de 500 cm^3, conteniendo agua proveniente del ambiente estudiado, soportes vegetales constituídos por *Elodea* sp. y sujeto a las condiciones físicas externas naturalmente fluctuantes. Los individuos aislados estuvieron expuestos a condiciones replicadas, aunque los receptáculos de cría eran de 250 cm^3. En ambos casos, cada individuo fue alimentado diariamente con un ejemplar maduro de *Cnesterodon decemmaculatus* (Pisces), habitante normal del limnótopo que ocupa la población de *B. oxyurum*. La mortalidad de machos y hembras de *B. oxyurum* fue analizada comparativamente en los dos lotes, mediante registros diarios, durante el período 28 de diciembre de 1979 al 6 de marzo de 1980, con el objeto de detectar la influencia de las fuerzas de mortalidad en cada sexo y su efecto diferencial en cada una de las dos situaciones descriptas.

TABLA I

Cálculo de *ji* al cuadrado (X^2) para cada una de las ocasiones de muestreo, partiendo de una hipótesis de nulidad que presupone una proporción de los sexos de 1:1, incluyendo test de heterogeneidad para los datos totales y acumulados.

FECHA	♂	♀	*n*	*G. de L.*	X_2	*sexo preaominante*
6 enero	54	16	70	1	20,60	♂
12 de enero	9	15	24	1	1,50	—
19 de enero	16	19	35	1	0,26	—
27 de enero	15	16	31	1	0,03	—
3 de febrero	18	27	45	1	1,80	—
9 de febrero	16	36	52	1	7,69	♀
17 de febrero	10	10	20	1	0,00	—
23 de febrero	25	16	41	1	1,98	—
2 de marzo	45	45	90	1	0,00	—
9 de marzo	37	48	85	1	1,42	—
16 de marzo	23	12	35	1	3,46	—
23 de marzo	25	18	43	1	1,17	—
30 de marzo	14	18	32	1	0,50	—
6 de abril	39	35	74	1	0,22	—
13 de abril	43	43	86	1	0,00	—
20 de abril	34	37	71	1	0,13	—
27 de abril	50	43	93	1	0,53	—
4 de mayo	52	44	96	1	0,67	—
11 de mayo	36	47	83	1	1,46	—
18 de mayo	40	52	92	1	1,57	—
25 de mayo	41	48	89	1	0,55	—
1 de junio	40	43	83	1	0,10	—
8 de junio	27	29	56	1	0,07	—
16 de junio	54	39	93	1	2,42	—
22 de junio	44	50	94	1	0,38	—
29 de junio	32	58	90	1	7,51	♀
6 de julio	45	51	96	1	0,38	—
13 de julio	6	3	9	1	1,00	—
20 de julio	35	59	94	1	6,12	♀
27 de julio	38	55	93	1	3,11	—
2 de agosto	53	43	96	1	1,04	—
10 de agosto	54	40	94	1	2,09	—
17 de agosto	43	35	78	1	0,82	—
24 de agosto	51	42	93	1	0,87	—
31 de agosto	54	45	99	1	0,82	—
7 de setiembre	67	31	98	1	13,22	♂
15 de setiembre	59	38	97	1	4,55	♂
21 de setiembre	45	26	71	1	5,08	♂
28 de setiembre	48	51	99	1	0,09	—
5 de octubre	27	26	53	1	0,02	—
13 de octubre	18	19	37	1	0,50	—
19 de octubre	10	30	40	1	10,00	♀
27 de octubre	12	27	39	1	5,76	♀
2 de noviembre	12	29	41	1	7,04	♀
10 de noviembre	17	23	40	1	0,90	—
16 de noviembre	16	21	37	1	0,68	—
23 de noviembre	28	27	55	1	0,02	—
30 de noviembre	39	40	79	1	0,01	—
7 de diciembre	48	51	99	1	0,09	—
14 de diciembre	38	31	69	1	0,71	—
20 de diciembre	26	22	48	1	0,34	—
28 de diciembre	16	24	40	1	1,60	—

Valores totales y acumulados

♂	♀	*n*	*G. de L.*		X_2
1744	1753	3497	totales	52	122,90
			acumulados	1	0,02
			heterogeneidad	51	122,80

TABLA II

Representación tabular de los valores tomados en consideración para establecer la abundancia o escasez del recurso (área de oviposición) en términos abolutos, expresado en números de huevos.

Fecha	N° de hembras	N° total de óvulos maduros	N° ♂♂ × 83,3	N° total huevos/♂	Recurso disponible (en n° huevos)
6- 1-78	16	51	4498,2	56	4442,2
12- 1-78	15	32,1	749,7	170	579,7
19- 1-78	19	131,6	1332,8	464	868,8
27- 1-78	16	145	1249,5	495	754,5
3- 2-78	27	165,6	1499,4	405,9	1093,5
9- 2-78	36	235,2	1332,8	146,1	1186,7
17- 2-78	10	22,8	833	48	785
23- 2-78	16	22,2	2082,5	200,6	1882
2- 3-78	45	82	3748,5	230,9	3517,6
9- 3-78	48	128,5	3082,1	44	3038,1
16- 3-78	12	15,2	1915,9	262,3	1653,6
23- 3-78	18	18	2082,5	32	2050,5
30- 3-78	18	15,9	1166,2	0	1166,2
6- 4-78	35	44,1	3248,7	0	3248,7
13- 4-78	43	14,06	3581,9	18,8	3563,1
20- 4-78	37	15	2832,2	0	2832,2
27- 4-78	43	6,9	4165	0	4165
4- 5-78	44	6,8	4331,6	0	4331,6
11- 5-78	47	34,5	2998,8	0	2998,8
18- 5-78	52	19,7	3332	0	3332
25- 5-78	48	52,8	3415,3	0	3415,3
1- 6-78	43	38,6	3332	0	3332
8- 6-78	29	45,3	2249,1	0	2249,1
16- 6-78	39	81	4498,2	0	4498,2
22- 6-78	50	67,6	3665,2	0	3665,2
29- 6-78	58	187,8	2665,6	0	2665,6
6- 7- 78	51	318	3748,5	0	3748,5
13- 7-78	3	38,1	499,8	0	499,8
20- 7-78	59	691	2915,5	185,5	2730
27- 7-78	55	788,7	3165,4	138,7	3026,7
2- 8-78	43	351,4	4414,9	1024,6	3390,3
10- 8-78	40	327,6	4498,2	1878,3	2620
17- 8-78	35	264,1	3581,9	1369,3	2212,6
24- 8-78	42	531,1	4248,3	1836	2412,3
31- 8-78	45	638,6	4498,2	2357,7	4498,2
7- 9-78	31	199	5581,1	3195,9	2385,1
15- 9-78	38	612,4	4914,7	2837,4	2077,3
21- 9-78	26	440	3748,5	2263,2	1485,3
28- 9-78	51	941,9	3998,4	1693,1	2305,3
5-10-78	26	479	2249,1	1207,6	1042,1
13-10-78	19	353,1	1499,4	1164,6	334
19-10-78	30	762	833	427,9	405,1
27-10-78	27	882,9	1999,6	716,7	282,9
-2-11-78	29	797,5	999,6	734,4	265
10-11-78	23	498	1416,1	601,1	815
16-11-78	21	305,2	1332,8	313,1	1019,7
23-11-78	27	81	2332,4	833	1499,4
30-11-78	40	424,1	3248,7	977,7	2271
7-12-78	51	538	3998,4	864	3134,4
14-12-78	31	381,2	3165,4	1297,1	1868,3
20-12-78	22	100	2165,8	875,3	1290,5
28-12-78	24	442,1	1332,8	464	868,8

RESULTADOS Y CONCLUSIONES

Relación de sexos

Partiendo de una hipótesis de nulidad que presupone una relación entre los sexos de 1:1, la aplicación del método de *ji* al cuadrado (X^2) para los datos acumulados de las 52 muestras que incluyen el año calendario, indicaría que las desviaciones de los valores efectivamente observados, para un grado de libertad (1744 ♂ : 1753 ♀), serían fluctuaciones aleatorias, con un X^2 calculado de 0,02 el que no excede al correspondiente a un nivel de probabilidad de 0,9 ($p = 0,9$) (tabla I). De todas maneras, el cálculo de X^2 para homogeneidad, obtenido de la diferencia entre los datos totales y acumulados, indica una heterogeneidad significativa, con un valor resultante de 122, 88, el que es superior al correspondiente a todos los niveles de probabilidad para 51 grados de libertad.

La heterogeneidad observada sugiere que la población se aparta, al menos temporariamente, de una representatividad equitativa de los sexos. En efecto, existen desvíos significativos en uno y otro sentido, los que son relativamente contínuos en dos etapas definidas del año: 7 al 21 de setiembre, con una proporción de machos que excede apreciablemente a la de las hembras y 19 de octubre al 2 de noviembre, con alternativas opuestas a las descriptas.

Entre los modelos relativos a la proporción poblacional de los sexos, probablemente el más aceptado sea el de Fisher (1930), quién propusiera que en condiciones de equilibrio, un organismo óptimo deberá distribuir exactamente la mitad de su esfuerzo reproductivo para la progenie de cada sexo; si machos y hembras implican la misma inversión energética, la relación sexual óptima será 50:50. El argumento de Fisher no incluye en la problemática la competencia por apareamientos y sus efectos y acepta que estos últimos ocurren al azar (Pianka, 1974). Ambos aspectos son de indudable peso, más aún si los procesos selectivos concurrentes connotan una interacción entre los individuos de un sexo por la posesión del otro (selección sexual) (Darwin, 1871).

La influencia de la selección intrasexual en la probabilidad de apareamientos y en la competencia, justificaría la ocurrencia de desvíos temporarios con respecto a la relación 1:1 en la población de *B. oxyurum*, la que ostenta un sistema de apareamiento polígamo, en el que concurren, con prevalencia desconocida: poliandria y poliginia. La existencia de una dependencia de la frecuencia sexual sustenta la idea de que el sexo más raro puede estar favorecido por la evolución, por existir menor competencia entre los individuos de un mismo sexo, por los apareamientos con el sexo opuesto. (Ricklefs, 1974). Además, desviaciones de apareamientos al azar (selección sexual) no son de ningún modo infrecuentes en la naturaleza, cuando individuos conespecíficos cohabitan en un área restricta (Dobzhansky, Ayala, Stebbins y Valentine, 1977).

La obtención de 78 especímenes adultos, a partir de igual número de ninfas del quinto estadio, colectadas en la laguna Los Talas el 27 de diciembre de 1979 y criadas en laboratorio, permitió detectar una relación equitativa de

sexos en los adultos "nuevos". Observaciones realizadas sobre dos lotes paralelos que incluyen a los adultos mencionados, durante el período 28 de diciembre de 1979 al 6 de marzo de 1980, a través de registros diarios de mortalidad, sugieren que ésta es diferencial para cada sexo, de acuerdo a las características de cada lote (ver Material y Métodos). En el caso de los individuos aislados se ha registrado un 40% de mortalidad, del que un 25% corresponde a los machos y un 75% a las hembras. El porcentaje de muertes en los ejemplares dispuestos en parejas es significativamente menor, correspondiendo a un 10,5%, el que deriva de la mortalidad que se detectara solamente en los machos, principalmente como una consecuencia de ataques ejecutados por las hembras.

La supervivencia de las hembras podría estar condicionada a una mortalidad fisiológica más intensa en períodos de oviplenitud. Asimismo, los elevados porcentajes de hembras grávidas y machos incubantes registrados respectivamente a partir del 13 de julio y del 10 de agosto (tabla III), pueden bien relacionarse con interacciones competitivas entre los individuos del sexo mejor representado. Probablemente, la condición gonadal de las hembras, asociada con la escasa susceptibilidad de algunos machos a aparearse, por selección sexual o insuficiente maduración de éstos, sean algunas de las causas que conducirían al predominio ostensible de los machos, tal como ocurre en el período comprendido entre el 7 y el 21 de setiembre (tabla I). Por otra parte, la eliminación de machos por parte de las hembras, observada en cautiverio, aparentemente tiene lugar cuando los primeros son renuentes para copular, aunque es posible que también opere una selección en las hembras, eliminando aquellos machos que intentan aparearse, pero que no se ajustan a su selectividad. Si estas circunstancias tuvieran lugar en el medio natural, luego de la etapa de predominio de los machos, se produciría el incremento proporcional de las hembras del período 19 de octubre al 2 de noviembre (tabla I), como resultado de los mecanismos descriptos.

Si nos ajustáramos a los resultados obtenidos a partir de la población natural podemos convenir que el desequilibrio sexual temporal y breve detectado en los muestreos, obedece a un efecto diferencial de las fuerzas de mortalidad sobre cada sexo, en las etapas mencionadas. De todas maneras, los valores acumulados durante todo el ciclo anual, como así también la existencia de una relación sexual terciaria de 1:1, en los adultos recién emergidos, sustentan la idea de que la población tiende en general a una equitabilidad entre los sexos, de la que sólo se aparta significativamente en 10 de las 52 secuencias semanales de capturas.

Escasez de un recurso y competencia entre las hembras

Una interpretación adecuada de la relación existente entre la presumible escasez de un recurso esencial, como es el espacio dorsal de los machos reproductivos de *B. oxyurum*, depende del criterio que se adopte para estimar el grado, en que dicho componente del medio, es insuficiente, para satisfacer las necesidades materiales de la población de hembras grávidas. Si el análisis se restringe al recurso disponible en términos absolutos, éste puede expresarse

TABLA III

Variaciones temporales en el registro porcentual de hembras grávidas y machos incubantes y datos de fecundidad potencial y real correspondientes a los mismos.

Fecha	% hembras grávidas	x̄ nº huevos ♀ gravidas	% machos incubantes	x̄ nº huevos ♂ incubante
6 enero	32,2	10,2	3,7	28
12 enero	20,0	10,7	44,4	42,5
19 enero	36,8	18,7	62,5	46,4
27 enero	62,1	14,5	60,0	56,1
3 febrero	66,7	9,2	50,0	45,1
9 febrero	66,7	9,8	43,7	21,0
17 febrero	40,0	5,7	30,0	16,0
23 febrero	37,5	3,7	24,0	33,7
2 marzo	35,5	5,1	24,0	21,4
9 marzo	41,7	6,4	13,5	8,8
16 marzo	16,7	7,5	39,1	29,2
23 marzo	11,1	9,0	8,0	16,0
30 marzo	16,7	5,3	0	0
6 abril	17,1	7,3	0	0
13 abril	9,3	3,5	2,3	19,0
20 abril	8,1	5,0	0	0
27 abril	2,3	7,0	0	0
4 mayo	2,2	7,0	0	0
11 mayo	12,7	5,8	0	0
18 mayo	11,5	3,3	0	0
25 mayo	25,0	4,4	0	0
1 junio	20,4	4,4	0	0
8 junio	31,0	5,0	0	0
16 junio	38,4	5,4	0	0
22 junio	30,0	4,5	0	0
29 junio	48,3	6,8	0	0
6 julio	58,8	10,6	0	0
13 julio	100,0	12,7	0	0
20 julio	89,8	13,0	20,0	26,5
27 julio	94,5	15,2	7,9	46,0
2 agosto	95,3	8,5	56,6	34,8
10 agosto	95,0	8,6	87,0	40,0
17 agosto	94,3	8,0	76,7	41,4
24 agosto	97,6	12,9	84,3	43,2
31 agosto	95,5	14,9	88,9	48,9
7 setiembre	83,9	7,7	100,0	47,7
15 setiembre	97,4	16,6	93,2	52,9
21 setiembre	96,1	17,6	97,8	51,3
28 setiembre	90,2	20,5	91,7	38,8
5 octubre	92,3	19,9	88,9	50,1
13 octubre	94,7	19,7	100,0	64,7
19 octubre	100,0	25,4	90,0	47,5
27 octubre	100,0	32,7	91,7	65,7
2 noviembre	96,5	28,6	100,0	61,2
10 noviembre	86,9	24,9	70,6	49,5
16 noviembre	61,9	23,4	35,5	54,8
23 noviembre	51,8	5,7	60,7	47,6
30 noviembre	75,0	14,1	46,1	54,4
7 diciembre	60,8	17,3	43,7	41,4
14 diciembre	74,1	16,6	65,7	51,2
20 diciembre	54,5	8,3	80,8	40,4
28 diciembre	87,5	21,0	56,2	52,2

como el número de huevos que las hembras podrían poner, sobre la superficie dorsal, libre de posturas, de aquellos machos susceptibles de aparearse.

El registro parcial de cada una de las fechas de muestreo (tabla II) demuestra que sólo en cuatro ocasiones, las que son consecutivas, el número total de óvulos maduros de las hembras colectadas, supera al correspondiente al recurso disponible (353/334, el 13 de octubre; 762/405,1, el 19 de octubre; 882,9/282,9, el 27 de octubre y 797,5/265, el 2 de noviembre). Esta escasez absoluta, comprobada en la población natural, coincide en gran medida, con el período en el que las hembras son ostensiblemente dominantes (tabla I).

Hasta el momento podría suponerse que la limitación que experimentan las hembras grávidas para oviponer, sólo adquiere relevancia en una etapa muy breve del ciclo poblacional. Sin embargo, la situación real es diferente, como veremos, si nuestra atención se dirige hacia el grado en que un recurso existente es accesible, sea o no suficiente. Para ello, es menester analizar las variaciones temporales en el registro porcentual de hembras grávidas y de machos incubantes.

En todo el año se encuentran hembras cuyo estado gonadal revela condiciones de madurez, observándose en el campo, machos incubantes, durante alrededor de 8 meses consecutivos. También existen etapas bastante prolongadas, en las que los porcentajes de hembras grávidas y machos incubantes superan el 50%, con registros frecuentes mayores que el 80% (tabla III).

Los elevados porcentajes mencionados sugieren que en un número elevado de ocasiones la abundancia absoluta del recurso puede corresponderse con una escasa probabilidad de explotarlo, tratándose en tales situaciones, de una escasez relativa intrínseca (Andrewartha y Browning, 1961). Para interpretar con mayor claridad este punto, debemos aceptar que el encuentro de las parejas no es lo suficientemente azaroso dentro de cada grupo sub-poblacional, cuando éste conduce a un apareamiento efectivo. En consecuencia, una hembra podrá enfrentarse a diversas alternativas que ofrecen los machos de la población, algunas favorables, otras limitantes (machos incubantes cuyo dorso acepte un número de huevos inferior al número de óvulos maduros de las hembras, machos incubantes o no incubantes, no susceptibles de aparearse, etc.).

Existe consenso entre gran número de ecólogos, en el sentido de que la escasez de recursos, cuando ésta es relativa, es denso-independiente y no conduce a relaciones de competencia, mientras que alternativamente la escasez absoluta se relaciona con la densidad y la competencia. Nicholson (1933, 1954, 1957 y 1958) se refiere a las poblaciones como sistemas autogobernados, por una oposición denso-dependiente al crecimiento, cuyo mecanismo de regulación está determinado fundamentalmente por la competencia intraespecífica. Andrewartha y Birch (1954), en contraposición, sostienen que la división de los factores en "denso-dependientes" y "denso-independientes" es imprecisa, pues la mayoría de los procesos de mortalidad pueden estar afectados por la densidad, siendo la cantidad de un recurso limitado la que determina la densidad de la población, pero no la competencia intraespecífica, o la intensidad con que ésta opera. Por otra parte, estos últimos autores consideran que los requerimientos bien pueden ser escasos y aun no estar afectados por el nume-

ro de animales que intentan explotarlo, siendo la escasez en este caso, un reflejo de la reducida aptitud de los animales, en relación con la distribución del recurso.

Imaginemos ahora dos situaciones hipotéticas, referidas a sendas poblaciones reproductivas de *B. oxyurum* (u otro belostomatino), las que sólo difieren en sus respectivas densidades, al ocupar espacios físicos replicados, estar expuestas a los mismos factores ecológicos y ser idénticas en sus características biológicas. Si una de las "poblaciones" constara de 20 ind/100 m^2 (10 ♂ y 10 ♀) mientras la restante de 1000 ind/100 m^2 (500 ♂ y 500 ♀), la probabilidad de encuentros entre los sexos será significativemente menor en la población más laxa, aunque la disponibilidad del recurso por cada hembra (superficie dorsal del macho, libre de posturas) será mayor, en términos absolutos. Sin embargo, la dificultad de integración de parejas en la población más escasa estará sin duda asociada con una escasez relativa del recurso en consideración. La situación de la población de 1000 adultos es obviamente diferente; en este caso, al incrementarse la probabilidad de encuentros entre los sexos, la proporción de "machos cubiertos" será mayor, disminuyendo la cantidad del recurso disponible, en relación con las hembras que deben explotarlo.

El espacio dorsal de los machos constituye un subtrato o recurso propio, cuya disponibilidad se mantendría constante, independientemente de la densidad, si con ésta no se modificara la probabilidad de apareamientos. Asimismo constituye éste un hecho atípico y casi peculiar, por cuanto la cantidad del recurso aumenta linealmente con la densidad (prescindiendo de su disponibilidad y accesibilidad) (fig. 2).

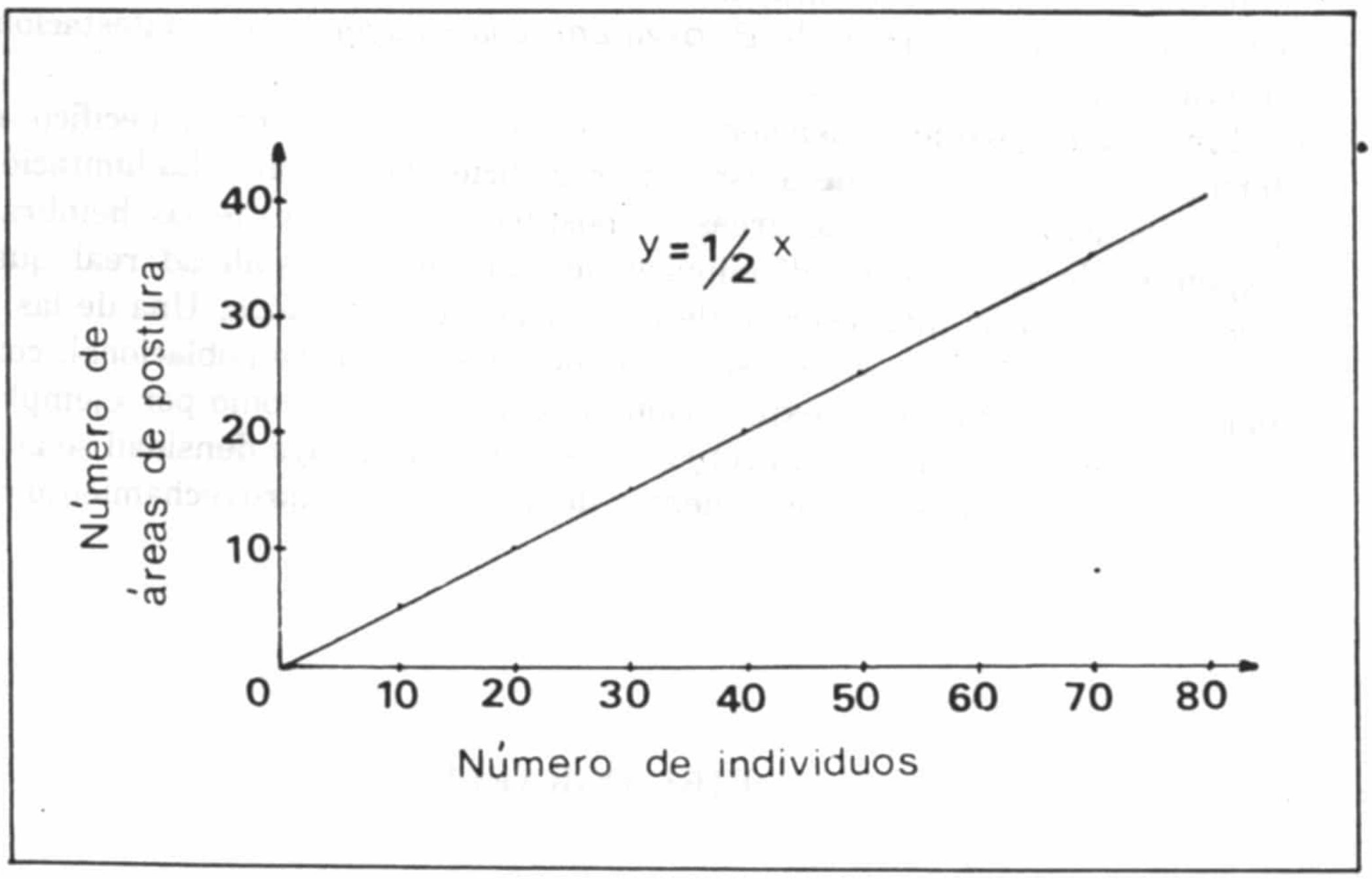

Fig. 2. Relación lineal entre la densidad y el área de oviposición, referida a Belostomatinae, en el caso de una población con una proporción de sexos 1:1.

De acuerdo con los resultados obtenidos, la escasez absoluta del recurso en discusión es de escasa importancia en la población de *B. oxyurum* (ver tabla II) la que solo adquiere condiciones de limitación en el breve período en que las hembras son más abundantes. De todas formas es lícito aceptar que exista denso-dependencia entre la escasez absoluta y la disponibilidad del recurso, pues al aumentar los niveles poblacionales, mayor será la probabilidad de ocurrencia de confrontaciones sexuales. La escasez relativa es en la población estudiada, el principal factor limitante, pues ésta se observa tanto a bajas, como a elevadas densidades, en el primer caso, al disminuir la proporción de apareamientos, mientras que en las poblaciones más densas, al incrementarse el porcentaje de machos incubantes.

Con respecto a la competencia entre las hembras, así como depende de la escasez absoluta, puede también relacionarse con la escasez relativa. La mayor aptitud de los individuos que pueden localizar el recurso, cuando éste es poco accesible, implica su éxito competitivo, en una situación de escasez relativa intrínseca, como la que ostenta y "padece" la población de *B. oxyurum*.

OTRAS CONSIDERACIONES

Los tópicos precedentemente tratados podrían relacionarse, mediante su consideración conjunta, con una temática más general, cual es, el control natural de las poblaciones locales. Las variaciones temporales en la proporción de los sexos y correlativamente en el grado de utilización del recurso estudiado en la población de *B. oxyurum*, contribuyen a la manifestación de interacciones competitivas.

Los factores bióticos mencionados, que actúan a nivel intraespecífico, conformarían parte de los mecanismo de regulación poblacional. La limitación en la explotación potencial de áreas de posturas, por parte de las hembras, a expensas de lo machos, disminuiría los niveles de natalidad real que se observarían sin la intervención de las causales consideradas. Una de las consecuencias predecibles puede ser la reducción del número poblacional, con un beneficio resultante en la explotación de otros recursos, como por ejemplo los consumibles, por parte de un conjunto de individuos, cuya densidad se adecue a la disponibilidad de los componentes del medio, cuyo aprovechamiento éstos comparten.

BIBLIOGRAFÍA

ANDREWARTHA, H. G. y BIRCH L. C. 1954. The Distribution and Abundance of Animals. Chicago, University of Chicago Press.

ANDREWARTHA, H.G. y BROWNING, T.O. 1961. An analysis of the idea of "resourses" in animal ecology. *J. theoret. Biol.*, 1: 83-97.

DARWIN, C. 1871. The Descent of Man and Selection in Relation to Sex. Murray, London.

DOBZHANSKY, Th.; AYALA, F. J.; STEBBINS, G. L. y VALENTINE, J. W. 1977. Evolution W. H. Freeman & Co., San Francisco.

DOMIZI, E. A.; ESTEVEZ, A. L.; SCHNACK, J. A. y SPINELLI, G. R. 1978. Ecología y estrategia de una población de *Belostoma oxyurum* (Dufour) (Hemiptera, Belostomatidae). *Ecosur 5* (10) : 157-168.

FISHER, R. A. 1930. The General Theory of Natural Selection. Clarendon Press, Oxford.

NICHOLSON, A. J. 1933. The balance of animal populations. *J. Anim. Ecol.2* (suppl. 1): 132-178.

– 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Aust. j. Zool. 2* : 9-65.

– 1957. The self-adjustment of populations to change. *Cold. Spring Harb. Symp. quant. Biol. 22*: 153-173.

– 1958. Dynamics of insects populations. A *Rev. Ent. 3*: 107-136.

PIANKA, E. 1974. Evolutionary Ecology. Harper & Row

RICKLEFS, R. E. 1974. Ecology. Chiron Press.

SMITH, R. L. 1974. Life history of *Abedus herberti* in Central Arizona (Heteroptera, Belostomatidae). *Psyche 81* (2): 272-283.

— 1979. Paternity assurance and altered roles in the mating behaviour of a giant water bug *Abedus herberti* (Heteroptera, Belostomatidae). *Animal Behaviour 27* (3): 716-725.

SOKAL, R. R. y ROHLF, F. J. 1969. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. W. H. Freeman & Co. , San Francisco.